

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ СКАЛЬНО-ГОРНОСТЕПНЫХ ЭНДЕМИКОВ УРАЛА

Частью проблемы охраны природы является забота о сохранении редких и исчезающих видов растений. На Урале к таким растениям относятся скально-горностепные эндемики из семейства гвоздичных: *Dianthus acicularis* Fisch., *Minuartia helmii* (Fisch.) Schischk., *Minuartia krascheninnikovii* Schischk., *Silene baschkorum* Janisch (Горчаковский, 1963; Белоусова, Денисова, 1973). По мнению П. Л. Горчаковского (1963, 1969), скально-горностепные эндемики Урала являются реликтами флористического комплекса древних каменистых степей конца третичного периода. Уральские эндемики в прошлом были распространены гораздо шире, но теперь находятся в состоянии утасания и сохранились в немногих местах с особыми эдафическими условиями, где ослаблена конкуренция со стороны другой растительности, особенно деревьев и кустарников.

В связи с этим необходимо изучение причин, обуславливающих сокращение ареалов и численности этих видов. Материал для понимания биологии вида может дать изучение способности к семенному размножению в различных условиях произрастания. Степень соответствия экологических условий современных местобитаний биологическим требованиям вида и жизненное состояние популяции можно оценить на основе потенциальной и реальной семенной продуктивности. Это показали И. В. Вайнагий (1961, 1964, 1965, 1965а, 1974) для отдельных видов травянистых растений в различных поясах Украинских Карпат и Л. И. Носова (1969) для полыни розовоцветковой в условиях Памира. Образование достаточного количества семян служит важнейшим условием, определяющим успех семенного возобновления вида в ценозе.

Вопросы семенной продуктивности достаточно разработаны для растений степной зоны (Каменецкая, 1949; Кузнецова, 1959; Старикова, 1965, 1968; Голубева, 1968), лугов (Работнов, 1950; Левина, 1951; Хейн, 1965), высокогорий (Малиновский, 1961; Вайнагий, 1962), арктических растений (Ходачек, 1970). Процессы генеративного размножения эндемичных растений уральской флоры почти не изучены. Настоящая работа посвящена изучению семенной продуктивности четырех эндемичных растений Урала.

Методика. Изучение семенной продуктивности гвоздики иглолистной, мокричников Гельма, Крашенинникова и смолевки башкирской в естественных местообитаниях было проведено в 1974 г. Этот год по своим погодным условиям явился аномальным для Среднего Урала и отличался высокими температурами и незначительным количеством осадков в летние месяцы.

Семенная продуктивность гвоздики иглолистной определялась в двух популяциях. Одна популяция (двуреченская) занимает крутой остепненный склон холма на окраине г. Двуреченска на правом берегу р. Исети. Почва примитивно-аккумулятивная черноземновидная, маломощная, щебнистая развивается на элювии дунита. Травостой разреженный, низкорослый. Низкая сомкнутость связана с интенсивной эрозией почвы. Другая популяция (режевская) расположена на известняковых береговых обнажениях «Белый Камень» по р. Реж близ г. Реж. Скальный флористический комплекс обнажений содержит большое количество степных видов, но сомкнутого фитоценоза не образует. В этой популяции гвоздика иглолистная поселяется на открытых, освещаемых и прогреваемых выступах скал в местах скопления мелкозема.

Популяция мокричника Крашенинникова (каменск-уральская) произрастает на остепненной части известняковых обнажений по берегу р. Исети около г. Каменска-Уральского. Древесная и кустарниковая растительность на этих обнажениях отсутствует.

Условия местообитания популяции мокричника Гельма (коуровская) на известняковых утесах «Георгиевские скалы» по р. Чусовой ниже д. Коуровки сходны с условиями местообитания популяции гвоздики иглолистной по р. Реж. Вторая популяция мокричника Гельма (сысертская) расположена на известняках по берегу р. Сысерти. Известняковые выходы удалены от уреза воды на значительное расстояние, сильно поросли древесной и травянистой растительностью. Это местообитание отличается от местообитания первой популяции большей затененностью кронами деревьев и более развитым слоем мелкозема на выступах скал. Сысертская популяция мокричника Гельма представлена большим количеством особей, чем коуровская.

Изучение семенной продуктивности смолевки башкирской проводили на Уктусских горах близ г. Свердловска (уктусская популяция). Смолевка башкирская в этой популяции произрастает в нижней части остепненного холма на элювии дунита. Вторая популяция смолевки башкирской (коуровская) обследована совместно с популяцией мокричника Гельма на известняках по р. Чусовой.

При изучении семенной продуктивности учитывали: число генеративных побегов на особь, количество плодов и семян на генеративный побег и на растение. Все эти показатели определяли на 100 особях каждого вида в каждой популяции. Количество семян на генеративный побег и на растение находили умножением среднего количества семян в плоде на количество плодов на генеративный побег или на растение. Среднее количество семян и семя-

почек на один плод выводили из подсчета их в 100 плодах, собранных с разных растений. По процентному отношению количества семян к количеству семянпочек в плоде находили процент семенификации (Вайнагий, 1973). Полученный цифровой материал обработан методами вариационной статистики.

Результаты исследований. Виды отличаются по числу семянпочек и семян, формирующихся в плодах. Наибольшее количество семянпочек и семян образуется в плодах гвоздики иглолистной (табл. 1). У смолевки башкирской эти показатели имеют среднее значение. Наименьшее количество семянпочек и семян найдено в плодах мокричника Гельма и мокричника Крашенинникова. Количество семянпочек и семян в плодах изученных видов изменчиво. О величине изменчивости этих показателей можно судить по значениям коэффициента вариации.

Для оценки вариабельности количества семянпочек и семян в плодах можно использовать шкалу уровней изменчивости, предложенную С. А. Мамаевым (1968). В соответствии с этой шкалой количество семянпочек в плодах изученных видов во всех популяциях имеет средний уровень изменчивости. Амплитуда внутривнутрипопуляционной изменчивости количества семянпочек в плодах гвоздики иглолистной и смолевки башкирской лежит ближе к нижнему пределу среднего уровня, а у видов рода мокричник — ближе к верхнему пределу. Значения коэффициента вариации количества семянпочек в плодах гвоздики иглолистной и смолевки башкирской в разных популяциях одинаковы. Изменчивость количества семянпочек в плодах мокричника Гельма в коуровской популяции несколько выше, чем в сысертской. Количество семянпочек в плодах одного вида в разных популяциях почти не отличается. Разность между средними арифметическими значениями не достоверна ($t < 2,6$).

Гистограммы распределения количества семянпочек в плодах также показывают отсутствие существенной разницы в значении этого показателя в разных популяциях одного вида и отражают размах варьирования (рис. 1).

Несущественные отличия количества семянпочек в плодах одного вида изученных эндемиков в разных популяциях и сравнительно низкая внутривнутрипопуляционная изменчивость этого показателя дают основание предполагать, что он определяется наследственными свойствами вида и связан с его систематическим положением.

Количество семян в плодах изученных растений значительно меньше количества семянпочек и существенно изменяется в разных местообитаниях одного вида. Изменчивость количества семян в плодах внутри популяции достигает высокого уровня изменчивости и превышает варьирование количества семянпочек. Коэффициент вариации количества семян в плодах гвоздики иглолистной выше в режевской популяции. Более широко изменяется количество семян в плодах мокричника Гельма в коуровской популяции. Более широкий размах варьирования количества семян в популяциях открытых местообитаний, возможно, связан с невыровненностью эколо-

Таблица 1

Некоторые показатели семенной продуктивности плода скально-горностенных эндемиков Урала

Вид	Популяция	Количество семянпочек				Количество семян				Процент се- меняющих	Корреляции $r \pm S_r$
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	лимиты	t	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	лимиты	t		
<i>Dianthus acicularis</i>	двуреченская	65,3±1,2	18	37—93	0,09	38,6±1,4	36	1—66	4,6	59	0,60±0,09
<i>Dianthus acicularis</i>	режевская	63,8±1,1	18	31—86		29,4±1,4	48	6—63		47	0,45±0,09
<i>Minuartia helmii</i>	коуровская	20,2±0,5	26	10—32	2,4	16,6±0,8	47	1—29	3,2	82	0,85±0,05
<i>Minuartia helmii</i>	сысертская	21,9±0,5	21	13—39		13,6±0,5	39	4—26		62	0,69±0,07
<i>Minuartia kraschenin- nikovii</i>	каменск-ураль- ская	14,5±0,4	25	4—24	—	7,2±0,3	39	1—14	—	50	0,59±0,06
<i>Silene baschkirorum</i>	коуровская	33,7±0,5	15	20—48	2,2	26,2±0,8	29	7—37	3,7	78	0,51±0,08
<i>Silene baschkirorum</i>	уктусская	35,4±0,6	17	19—55		30,4±0,8	28	10—42		89	0,40±0,09

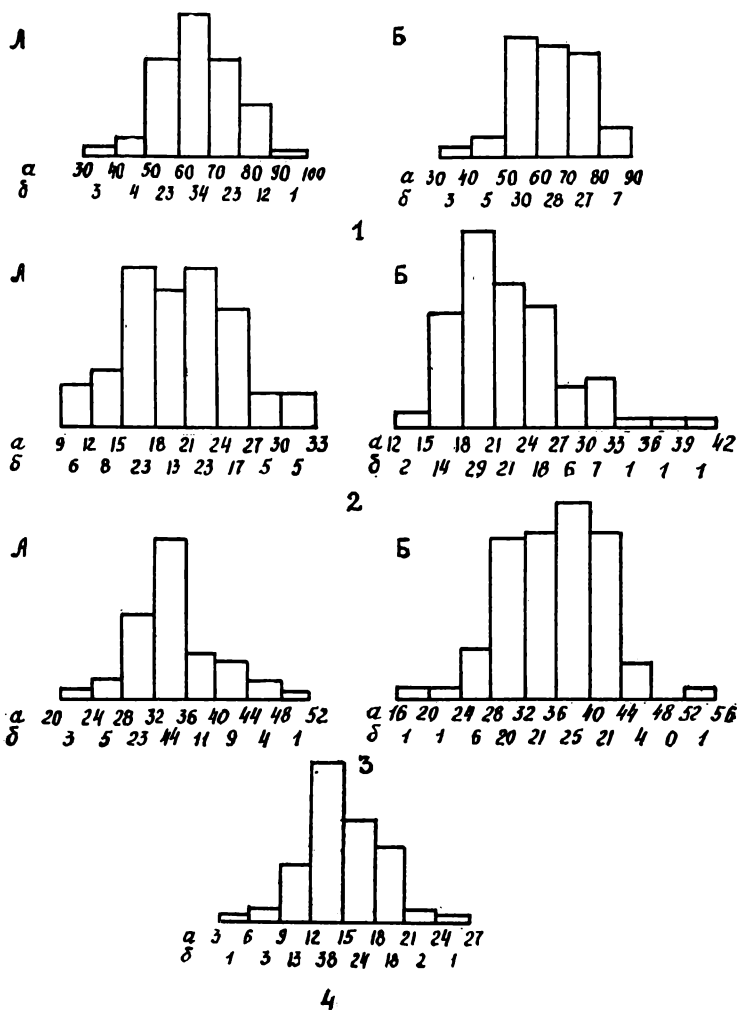


Рис. 1. Гистограммы распределения классов частот количества семяпочек в плодах популяций.

1 — *Dianthus acicularis*: А — двуреченской, Б — режевской;
 2 — *Minuartia helmii*: А — коуровской, Б — сысертской; 3 —
Silene bashkiorum: А — коуровской, Б — уктусской; 4 —
Minuartia krascheninnikovii: каменск-уральской; а — классовые
 интервалы, б — частоты.

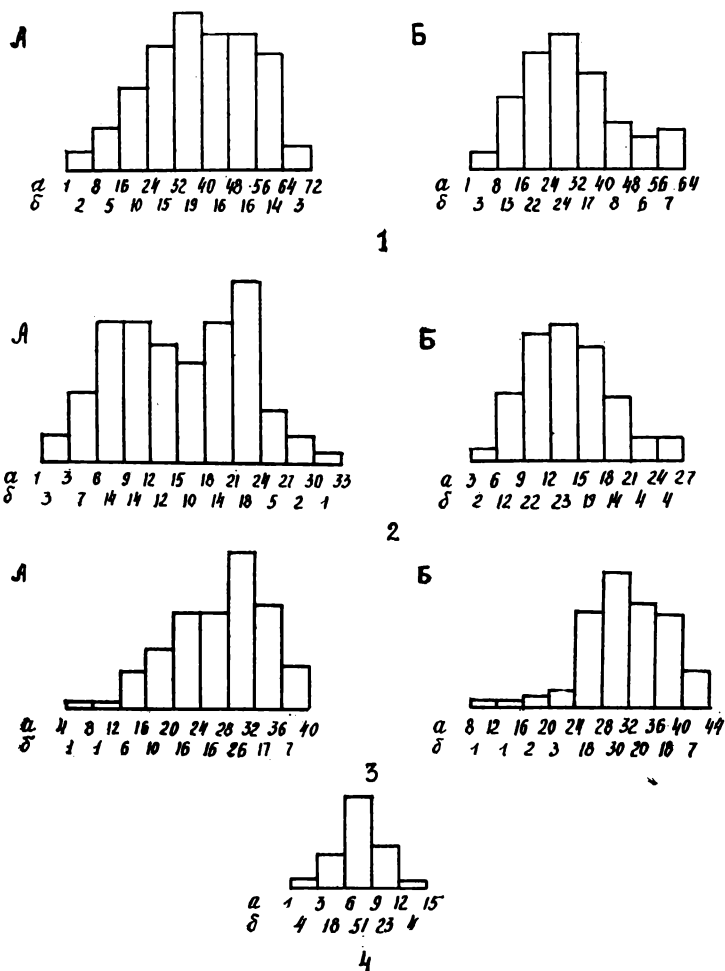


Рис. 2. Гистограммы распределения классов частот количества семян в плодах популяций.

1 — *Dianthus asicularis*: А — двуреченской, Б — режевской;
 2 — *Minuartia helmii*: А — коуровской, Б — сысертской;
 3 — *Silene baschkirorum*: А — коуровской, Б — уктусской;
 4 — *Minuartia krascheninnikovii*: каменск-уральской; а — классовые интервалы, б — частоты.

гического фона. Коэффициенты вариации количества семян в плодах смолевки башкирской в разных популяциях одинаковы и близки к нижнему пределу высокого уровня изменчивости.

Гистограммы распределения количества семян в плодах наглядно показывают особенности изменчивости этого признака и существенные отличия его значения в разных популяциях одного вида (рис. 2). Большее среднее значение количества семян в плодах одного вида в разных местообитаниях объясняется преобладанием количества вариантов в классах с более высоким значением.

Количество семян и количество семянпочек являются двумя сопряженными показателями семенной продуктивности (Работнов, 1950). В плодах изученных нами эндемиков установлена положительная, тесная и достоверная корреляция между количеством семянпочек и семян (табл. 1). Следовательно, количество семян в плоде определяется количеством семянпочек, зависит от экологических условий местообитания популяции и имеет высокий уровень изменчивости. Наши данные о характере изменчивости и связи между количеством семян и семянпочек в плодах изученных видов согласуются с данными И. В. Вайнагий (1973, 1974) для некоторых высокогорных растений Украинских Карпат.

Процентное соотношение количества семян и количества семянпочек дает процент семенификации, который, по мнению многих авторов (Харкевич, 1966; Вайнагий, 1973; Виравча, 1974; Тюрин, 1974), отражает характер взаимоотношений организма с условиями местообитания. Более высокий процент семенификации свидетельствует о большей степени соответствия между биологическими потребностями популяции вида и экологическими условиями ее обитания. Несмотря на фитоценотическое единство группы скально-горностепных эндемиков, процент семенификации у них не одинаков, что, возможно, связано с их экологической природой. Наиболее высокий процент семенификации имеет ксеромезофит смолевка башкирская. Несколько ниже этот показатель у ксеропетрофита мокричника Гельма. Самый низкий процент семенификации отмечен у ксерофитов гвоздики иглолистной и мокричника Крашенинникова. Проценты семенификации говорят о большей пластичности ксеромезофита и ксеропетрофита по сравнению с ксерофитами. В целом для изученных эндемичных видов характерны относительно высокие проценты семенификации. Согласно И. В. Вайнагий (1974а), такие величины говорят о хорошей приспособленности растений к экологическим условиям местообитаний. Видимо, реликтовый характер эндемизма рассматриваемых видов не снижает их жизнеспособности.

Семенная продуктивность растений — количество семян на генеративный побег или особь (Работнов, 1950) — определяется количеством семян в плоде, числом генеративных побегов, плодов на генеративный побег и на растение. Все эти величины находятся в известной зависимости от жизненного состояния популяции в данных условиях. В оптимальных для развития популяции усло-

виях образуется максимальное число генеративных побегов, плодов и семян (Голубева, 1968). Семенная продуктивность и количество ее элементов может существенно изменяться от ценоза к ценозу в один и тот же год исследования (Работнов, 1950; Ходачек, 1970).

В двуреченской популяции гвоздики иглолистной образуется большее количество генеративных побегов на растение, чем в режевской, но количество плодов на растение в этих популяциях почти не различается ($t < 1,96$) из-за более низкого процента плодоцветения в первой популяции. Существенных различий в количестве семян, продуцируемых одним генеративным побегом гвоздики иглолистной в разных популяциях, не обнаружено. Семенная продуктивность достоверно ниже в режевской популяции ($t > 196$) за счет более низкого процента семенификации на плод (табл. 2).

В обследованных популяциях мокричника Гельма не обнаружено существенных различий в количестве генеративных побегов на особь, плодов и семян на генеративный побег. Одно растение мокричника Гельма в коуровской популяции образует несколько большее количество семян, чем в сысертской, но эта разница статистически недостоверна (табл. 2).

Мокричник Крашенинникова образует почти в 2 раза больше генеративных побегов и плодов на генеративный побег по сравнению с мокричником Гельма. Одна особь мокричника Крашенинникова формирует в среднем 1014,2 семян.

Смолевка башкирская образует по одному генеративному стеблю и дает самое большое количество семян на особь из изученных видов. Большое количество семян, продуцируемое одним растением, является, по-видимому, приспособительной особенностью вида к его сохранению, так как этот вид является монокарпиком. В коуровской популяции смолевка башкирская образует в 2,6 раза больше семян, чем в уктусской популяции. В наших опытах виды, имеющие более мелкие семена, обладают более высокой семенной продуктивностью (табл. 2).

Из приведенных данных видно, что уровень семенной продуктивности мокричника Гельма в разных популяциях одинаков; видимо, в этот год условия его произрастания в них были идентичны. Экологические условия местообитаний гвоздики иглолистной и смолевки башкирской существенно влияют на семенную продуктивность этих видов.

Семенная продуктивность особей одного и того же вида в одном и том же ценозе не одинакова. Уровень изменчивости элементов семенной продуктивности различен. Количество генеративных побегов, плодов и семян на особь имеет очень высокий уровень изменчивости. Для количества плодов и семян на генеративный побег характерен более низкий уровень изменчивости. Высокий уровень изменчивости показателей семенной продуктивности, по-видимому, связан с невыровненностью экологического фона популяции и разновозрастностью особей. Влияние возраста растений

Т а б л и ц а 2

Семенная продуктивность некоторых скально-горностепных эндемиков Урала

Вид	Популяция	Количество генеративных побегов				Количество плодов				Количество семян			
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$		CV, %	на генератив- ный побег		на особь		на генеративный побег		на особь		
$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	CV, %		
Dianthus acicularis	двуреченская	10,7 ± 0,5	50	0,7 ± 0,03	45	7,5 ± 0,4	53	26,9 ± 0,9	32	288 ± 16	55		
Dianthus acicularis	режевская	8,5 ± 0,5	59	0,9 ± 0,02	20	7,6 ± 0,5	72	26,3 ± 0,6	23	225 ± 16	73		
Minuartia helmii	коуровская	19,6 ± 4,6	116	1,2 ± 0,1	42	23,5 ± 5,8	125	19,8 ± 0,5	12	389 ± 71	91		
Minuartia helmii	сысертская	18,4 ± 2,1	113	1,4 ± 0,03	19	26,2 ± 3,6	136	19,3 ± 0,3	18	356 ± 54	153		
Minuartia kraschenin- nikovii	каменск-ураль- ская	37,4 ± 2,7	73	3,8 ± 0,1	26	140,9 ± 12,8	91	27,1 ± 0,7	27	1014 ± 93	92		
Silene baschkirorum	коуровская	1	—	95,7 ± 5,9	62	95,7 ± 5,9	62	3227 ± 160	64	3227 ± 160	64		
Silene baschkirorum	уктусская	1	—	39,9 ± 1,7	42	39,9 ± 1,7	42	1214 ± 63	52	1214 ± 63	52		

на семенную продуктивность отмечают И. В. Голубева (1968) и Л. И. Носова (1970).

Выводы. 1. Количество семян в плодах имеет средний уровень изменчивости, мало зависит от условий местообитания популяции и определяется, по-видимому, наследственными свойствами вида и систематическим положением. Количество семян в плодах имеет высокий уровень изменчивости и зависит от экологических условий местообитания. Между количеством семян и семян в плоде установлена тесная положительная корреляция.

2. Семенная продуктивность особей гвоздики иглолистной и смолевки башкирской существенно зависит от экологических условий местообитания популяции. Для мокричника Гельма не выявлено существенного различия в семенной продуктивности в разных популяциях в год наблюдения. Из элементов семенной продуктивности менее изменчиво количество плодов и семян на генеративный побег как внутри популяции, так и между разными популяциями одного вида. Количество генеративных побегов, плодов и семян на особь имеет очень высокий уровень изменчивости.

3. Процент семенификации у исследованных видов не одинаков, что позволяет судить о разной степени соответствия условий местообитания биологическим требованиям вида. Значения процента семенификации и уровень семенной продуктивности изученных видов позволяют сделать предположение, что сокращение их ареала связано не с резким ослаблением жизнеспособности этих видов, а обусловлено историческими, биотическими причинами и влиянием антропогенного фактора.

ЛИТЕРАТУРА

Белоусова Л. С., Денисова Л. В., 1973. Редкие и исчезающие растения СССР.— В сб.: Научные основы охраны природы, вып. 2. М.

Вайнагий И. В., 1961. Генеративное размножение некоторых кормовых злаков Украинских Карпат.— «Тезисы докл. II совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий», 94—95. Л.

Вайнагий И. В., 1962. Анализ генеративного размножения шафрана Гейфеля (*Scrocus Neuffelanus* Herb.) в различных высотных поясах Украинских Карпат. Проблемы внутривидовых отношений организмов, 148—150. Томск.

Вайнагий И. В., 1964. Зависимость потенциальной плодовитости и семенной продуктивности белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.) от условий произрастания популяций.— «Тезисы докл. XX научн. сессии Черновицк. ун-та, сек. биол.», 175—177. Черновцы.

Вайнагий И. В., 1965. Некоторые данные о семенном размножении арники горной (*Arnica montana* L.) в Украинских Карпатах.— «Тезисы докл. XXI научн. сессии Черновицк. ун-та, сек. биол.», 240—243. Черновцы.

Вайнагий И. В., 1965а. Генеративное размножение некоторых кормовых злаков в Украинских Карпатах.— В сб.: Проблемы ботаники, № 7, 71—87. М.—Л.

Вайнагий И. В., 1973. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L.— «Растительные ресурсы», 9, № 2, 287—296.

Вайнагий И. В., 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений.— «Ботан. ж.», 59, № 6, 826—831.

- Вайнагий И. В., 1974а. Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат.— «Ботан. ж.», 59, № 10, 1439—1451.
- Виравчава Л. Л., 1974. Значение элементов семенной продуктивности для характеристики поведения растений.— В сб.: Ботанические исследования в Субарктике, 186—194. Апатиты.
- Голубева И. В., 1968. Динамика семенной продуктивности популяций клевера горного (*Trifolium montanum* L.) и ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в разных фитоценологических условиях луговой степи.— «Ботан. ж.», 53, № 11, 1604—1611.
- Горчаковский П. Л., 1963. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение.— В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 4, 285—375. М.— Л.
- Горчаковский П. Л., 1969. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала.— «Тр. Ин-та экологии растений и животных», вып. 66. Свердловск.
- Каменецкая И. В., 1949. Влияние метеорологических условий на семенное возобновление растений Стрелецкой степи.— «Бюлл. МОИП, отд. биол.», 54, № 4, 89—100.
- Кузнецова Г. О., 1959. Насіннєва продуктивність деяких рослин Хомутовського степу.— «Укр. ботан. ж.», 16, № 1, 62—70.
- Левина Р. Е., 1951. К изучению семенной продуктивности дикорастущих кормовых трав.— «Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та», вып. 3, 3—37. Ульяновск.
- Малиновский К. А., 1961. Статистична оцінка плодовитості підбілика альпійського (*Homogone alpina* (L.) Cass.) в різних рослинних угрупованнях.— «Укр. ботан. ж.», 18, № 1, 35—42.
- Мамаев С. А., 1968. О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяциях высших растений.— «Ж. общ. биологии», 29, № 4, с. 413—426.
- Носова Л. И., 1969. Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. на верхнем пределе ее распространения в условиях Памира.— «Ботан. ж.», 54, № 3, 421—430.
- Носова Л. И., 1970. О семенной продуктивности *Artemisia rhodantha* Rupr. на Восточном Памире.— В сб.: Природные условия и реконструкция растительности Памира, 107—121. Душанбе.
- Работнов Т. А., 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.— «Тр. БИН АН СССР», сер. 3, вып. 6, 5—204. М.— Л.
- Старикова В. В., 1965. Семенная продуктивность эспарцета песчаного.— «Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та», 20, № 6, 55—68. Саратов.
- Старикова В. В., 1968. Семенная продуктивность клевера горного и клевера альпийского в условиях луговой степи.— «Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та», 23, № 3, 232—241. Ульяновск.
- Тюрина Е. В., 1974. Семенная продуктивность и коэффициент семенификации сибирских видов рода горичник.— «Тезисы докл. IV Всес. совещ. по семеноводству и семеноведению интродуцентов», 102—104. Новосибирск.
- Харкевич С. С., 1966. Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев.
- Хейн В. И., 1965. О продукции семян некоторых луговых растений в Эстонской ССР.— «Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та», 20, № 6, 68—81. Саратов.
- Ходачек Е. А., 1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра.— «Ботан. ж.», 55, № 7, 995—1010.